E. Fisch,

Über die Pilzgattung Ascomyces.

COMMONWEALTH MYCOLOGICAL INSTITUTE
28 FEB 1955

65

CAB INTERNATIONAL MYCOLOGICAL LIBRARY
30 JAN 1992
FISCH, C.

Ueber die Pilzgattung Ascomyces.

Von

C. Fisch.

Hierzu eine Tafel.

Im umgekehrten Verhältniss zur Ausdehnung des Formenkreises der *Exoasceen* steht diejenige seiner Litteratur. Zwar sind durch die letztere unsere Kenntnisse von den *Exoasceen* bedeutend gefördert, namentlich die letzten Jahre haben werthvolle Arbeiten zu verzeichnen, so dass der Lebensverlauf vieler Arten fast in seiner ganzen Folge vor uns aufgedeckt liegt. Aber abgesehen von den auch hier noch vorhandenen Lücken, sind andere Formen noch fast gänzlich der theoretischen Verwerthung entzogen, da einerseits ihre Existenz überhaupt angezweifelt und bestritten wird, andererseits aber neuere Beobachtungen nicht vorliegen, um die Resultate älterer zu bestätigen oder abzuweisen. Es ist namentlich die in der Ueberschrift genannte Gattung *Ascomyces*, die trotz des ihr anhaftenden grossen theoretischen Interesses sich bisher sehr wenig der Beachtung erfreut hat. Ich will im Folgenden die Entwickelungsgeschichte einer Art dieser Gattung ausführlich beschreiben, muss jedoch vorher noch etwas auf die bezügliche Litteratur eingehen. Vorausschicken will ich dabei, dass ich die Definition der Gattung nicht in dem ursprünglichen, ihr von Desmazières und Montagne[1]) gegebenen Sinne nehme, sondern in dem von Magnus[2]), dem ich auch, was diese Aenderung in Bezug auf die Priorität der genannten anderen Forscher betrifft, völlig beistimme.

Magnus charakterisirt seine Gattung *Ascomyces* folgendermaassen. Der einzellige Pilz parasitirt in den Epidermiszellen, durchbricht als Ascus deren Wandung und erzeugt durch freie Zellbildung in seinem Innern eine Anzahl von Ascosporen, die sich wie diejenigen der *Exoascus*formen verhalten und die Infection von Neuem beginnen. Es ist so der Pilz von den nächstverwandten durch den Mangel jeglichen Mycels unterschieden, er geht in seiner Totalität in der Bildung eines Ascus auf. Von *Ascomyces* getrennt durch intercellulares Wachsthum hauptsächlich stellte Magnus eine zweite Gattung unter dem alten Namen *Taphrina* auf, die als Typus die *Taphrina aurea* auf *Populus* umfasste. Sowohl für diese Form jedoch, als für eine Anzahl anderer wurde später theils durch Magnus selbst[1]), theils von Sadebeck[2]) und Brefeld[3]) das Vorhandensein eines gegliederten Mycels nachgewiesen, das zur Zeit der Fruchtbildung in ascusbildende Zellen aufgetheilt wird. Nach Sadebeck und Brefeld sollte sich diesem Entwickelungsgang auch der *Ascomyces* von Magnus anschliessen, eine Form, die zuerst von Westendorp unter dem Namen *A. Tosquinetii* beschrieben wurde und später als *Exoascus Alni* ging. In der That hat Sadebeck drei auf der Erle vorkommende *Exoascus*formen (*E. alnitorquus*, *flavus* und *epiphyllus*) aufgeführt und war also, zumal alle Exsiccaten ebenfalls dafür stimmten, berechtigt, den *Ascomyces Tosquinetii* als zweifelhaft zu betrachten. Nichtsdestoweniger ist die Beschreibung von Magnus völlig richtig, nur lassen seine bildlichen Darstellungen zu wünschen übrig.

Ich hatte die betreffende Form in diesem

[1]) Ann. des sc. nat. Sér. III. T. 10. p. 344.

[2]) Verhandlungen des bot. Vereins der Provinz Brandenburg. 1874. S. 107 f. Hedwigia 1874. S. 135. Nach ihm die Schilderung bei Frank, Krankheiten der Pflanzen. S. 522.

[1]) Hedwigia 1875. S. 97 f. Verhandl. d. bot. Vereins d. Provinz Brandbg. 1875. S. 72.

[2]) Bot. Centralblatt. Bd. XII. S. 179 u. a. a. O., hauptsächlich in Jahrbuch der wissenschaftlichen Anstalt von Hamburg 1884, das weiterhin immer nur allein citirt werden wird.

[3]) Brefeld, Hefenpilze. 1883. S. 196.

Spätsommer und Herbst reichlich Gelegenheit zu beobachten und werde in Folgendem ihre Entwickelungsgeschichte geben. Den Namen *Ascomyces Tosquinetii* ändere ich in *A. endogenus*, einerseits, weil wirklich unter der ersteren Bezeichnung verschiedene Pilzformen sich verstehen, andererseits aber um ferneren Verwechselungen vorzubeugen. Auch möchte ich eine Identificirung mit der Form, die Magnus untersucht, vermeiden, da dafür die genügenden Daten nicht vorliegen. — Nach meinen Untersuchungen dürfte auch die Beschreibung einer anderen Art, des *Ascomyces polysporus* auf Blättern von *Acer tataricum*, welche Sorokin[1]) gegeben hat, völlig der Wirklichkeit entsprechen. In der Litteratur habe ich keine weiteren Angaben über diesen Pilz gefunden.

Der *Ascomyces endogenus* erzeugt auf älteren Blättern von *Alnus glutinosa* rundliche, bis 2 Centimeter im Durchmesser haltende Flecken, die meist nach der Oberseite des Blattes hin etwas vorgewölbt sind und auf der Unterseite gelblich erscheinen. Diese gelbliche Färbung rührt jedoch nicht, wie bei dem äusserlich ähnlichen *Exoascus flavus* Sadeb.[2]), von den durch gelbliche Inhaltsmasse charakterisirten Ascis her, sondern von einer Verfärbung des Chlorophyllparenchyms. Auf jüngeren Blättern, die immer auch jüngere Stadien des Pilzes tragen, heben sich die Flecken nur sehr wenig ab und meistens nur durch eine leichte buckelförmige Erhebung, die auf der Spitze etwas heller erscheint. Ganz alte Flecken sind braun und abgestorben und ähneln völlig vielen anderen Blattflecken. Ich habe den Pilz nur während der Herbstferien in der Nähe von Rostock (während des Monats August und September) beobachten können, zweifle jedoch nicht daran, dass er auch in den Sommermonaten stets auftritt, da ich immer alte mit jungen untermischte Pilzflecken angetroffen habe. Merkwürdig war dabei, dass an dem Fundort, einem Ellerngehölz, immer nur bestimmte Bäume oder Sträucher von dem *Ascomyces* befallen waren, während dicht daneben andere sehr heftige Infection durch die verschiedenen *Exoascus*formen zeigten. Nie habe ich auf einem Strauche mehr als eine Pilzform gefunden. Da ich dies Factum als ein ganz sicheres bezeichnen kann, wäre es zu wünschen, von irgend einer Seite her einen Erklärungsversuch gemacht zu sehen, zumal analoge Thatsachen herbeigezogen werden könnten.

Für die mikroskopische Untersuchung sind neben Querschnitten durch die befallenen Blatttheile auch Flächenschnitte heranzuziehen, und da ist gleich hier zu bemerken, dass in den meisten Fällen die Asci nur auf der Unterseite der Blätter ausgebildet werden, seltener, wie es unsere Figuren 1 und 2 zeigen, auf der Oberseite. Der Bau des *Alnus*blattes ist ein sehr einfacher, bifacialer; die Epidermen beider Blattseiten sind von einer ziemlich starken Cuticula bedeckt, nur die Unterseite besitzt Spaltöffnungen. An die Epidermis der Oberseite schliesst sich ein einschichtiges, ziemlich dickwandiges, chlorophyllfreies Hypoderm, dem meistens zwei Schichten von Pallisadenparenchym folgen. Lacunöses Chlorophyllparenchym füllt dann den Raum zwischen diesen und der unteren Epidermis, ihm sind die Gefässbündel verschiedener Ordnungen eingelagert. Beide Blattflächen zeigen namentlich in der Jugend thätige Drüsen, die den harzig-kleberigen Schleim, welcher die Blätter bedeckt, absondern. Dieselben gleichen ungefähr denen, welche de Bary[1]) von *Thymus vulgaris* abbildet.

Die Verbreitung des *Ascomyces* nun ist auf das Innere der Epidermiszellen beschränkt. Auf einem Querschnitt durch einen mittelalten Pilzflecken (ich rede im Folgenden nur von der Epidermis der unteren Blattfläche) begegnen wir Bildern, wie sie ungefähr in Fig. 1 und 2 dargestellt sind. Die Epidermiszellen sind in ihrer Gestalt vollkommen unverändert, nur in den nächstgelegenen Lagen Chlorophyllzellen beginnt eine leichte Verfärbung sich bemerklich zu machen. Das Lumen der Epidermiszellen dagegen ist zum grössten Theil von oft unregelmässigen, behäuteten Körpern erfüllt, die von dem eigentlichen Inhalt nur eine dünne Wandschicht (Fig. 1) übriggelassen haben. Letztere verschwindet auch bald fast gänzlich (Fig. 2) und die Zellen sind dann ganz mit dem Parasiten erfüllt. Es stellen diese Körper die *Ascomyces*pflanzen dar. Sie zeigen eine deutliche, aber dünne Membran, die sich häufig von der Membran der Epidermiszellen selbst nur wenig abhebt. Ihr Protoplasmainhalt ist ein

[1]) Ann. sc. nat. 6. Sér. T. IV. 1876. p. 72 ff. Tab. 4.
[2]) Sadebeck l. c. p. 116.

[1]) Vergl. Anatomie S. 101.

ziemlich grobkörniger, zunächst noch ohne irgend welche sonstigen Differenzirungen und Structureigenthümlichkeiten. Vermittelst Tinctionen[1]) habe ich verhältnissmässig leicht überall einen deutlichen runden Zellkern nachweisen können, der meist ziemlich die Mitte der betreffenden Zelle einnahm. Von einem Kernkörperchen war nie etwas wahrzunehmen. Die Grössenzunahme des Parasiten ist eine sehr langsame. Halbirte Pilzflecken von ganz jungen Stadien, wo die in der Epidermis eingelagerten Pilzzellen der Schätzung nach kaum erst einen irgendwie erheblichen Theil des Rauminhaltes der Nährzellen bildeten, wurden in den nicht untersuchten Stücken weiter kultivirt, was in einer feuchten Botanisirkapsel sehr gut geht. Nach 8 bis 14 Tagen war kaum eine merkbare Zunahme zu constatiren und auch im Freien blieb das Aussehen junger Pilzstellen lange Zeit das gleiche. So glaube ich annehmen zu können, dass zwischen der Infection und dem Augenblick der Fruchtbildung mindestens ein Zeitraum von 1 bis $1^1/_2$ Monaten liegt. — Während des Heranwachsens sind sonstige Veränderungen an dem Parasiten nicht wahrzunehmen. Die zuerst unregelmässig begrenzte Aussenwand passt sich völlig der Gestalt und den Raumverhältnissen der Epidermiszellen an, wodurch bedingt ist, dass häufig grosse mit kleinen Pilzzellen abwechseln. In den meisten Fällen scheinen alle Epidermiszellen der Infection zu unterliegen; jedoch bei genauerer Untersuchung, wie sie namentlich ein Flächenschnitt von der Epidermis ermöglicht, sind auch häufig einzelne Zellen oder auch ganze Zellgruppen von dem Pilz verschont geblieben. Die Art und Weise der Infection werde ich später besprechen. — Kurz vor dem Beginn der Ascusbildung gehen in dem Protoplasma der Pilzzellen Umlagerungen vor sich. Das bisher grobkörnige Gefüge desselben weicht einem gleichmässig feinkörnigen und homogenen, und schliesslich kommt es zu einer äusserst zierlichen netzförmigen Anordnung, wie Fig. 6 andeuten soll. Da ich dies nur an frischem Material constatiren konnte, so vermag ich über das Verhalten des Zellkerns in dieser Periode nichts anzugeben. — Theilungen treten während der ganzen Zeit des rein vegetativen Wachsthums keine ein, der Parasit bleibt stets, wie er eingedrungen, einzellig. Nachträglich möchte ich noch bemerken, dass das Protoplasma der Nährzellen nie ganz zu verschwinden scheint, sondern dass ein übrigbleibender Rest nur stark zusammengepresst wird, worauf später noch einzugehen ist.

Der Beginn der Ascusbildung, dem das netzförmige Stadium des Protoplasmas kurz vorausgeht, macht sich zuerst in einer leichten Vorwölbung der äusseren Fläche der Epidermiszellen kenntlich. Dabei kann diese Ausstülpung die Fläche der ganzen Epidermiszelle betreffen oder nur einen Theil derselben. In den meisten Fällen führt die Steigerung dieser Ausstülpung zu einer Sprengung der Epidermiszellwand (Fig. 3 rechts), worauf die Pilzzelle mit ihrer dünnen Membran frei hervortritt. Sehr häufig jedoch wird die Epidermiszellwand selbst noch längere Zeit in Anspruch genommen und zwar in eigenthümlicher Weise. Wie ein anliegender Mantel, dessen Dicke zunächst derjenigen der übrigen Wand gleich kommt, später aber sich schnell verjüngt, umgibt sie die hervorwachsende Ausstülpung (Fig. 3 links). Die Cuticula behält während dieses Processes ihre Dicke fast ungeschmälert bei, die Celluloseschichten dagegen verdünnen sich allmählich so, dass sie zuletzt gar nicht mehr wahrzunehmen sind. Für den ganzen Vorgang würde sich die Frage aufwerfen lassen, ob ihm nur eine mechanische Dehnung der Epidermiszellwand zu Grunde liege, oder ein selbständiges Wachsthum mitwirke. Für das letztere spricht das Verhalten der Cuticula, für das erstere das der Celluloseschichten. Eine blosse Dehnung der Cuticula scheint bei der Ausgiebigkeit der Erscheinung nicht gegeben zu sein, abgesehen davon, dass dann die Form der Auswüchse wohl eine andere sein müsste. Die Frage würde sich also so zuspitzen, ob die Cuticula durch Einlagerung von neuen Substanzpartikeln ihr Wachsthum bewirke, oder

[1]) Sowohl hier, wie bei den später zu beschreibenden Vorgängen im Ascus waren namentlich zwei Färbemethoden von überraschend gutem Erfolg. Die eine, die auch schon Sadebeck empfiehlt, ist die von Strasburger verbesserte Flemming'sche Safraninfärbung (s. Strasburger, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne etc. 1882. S. 2). Als Einschlussmittel verwendete ich immer nur Nelkenöl. Als ebenfalls äusserst brauchbar kann ich dann die Hämatein-Ammoniak-Methode empfehlen (s. Strasburger, bot. Practicum. 1884. S. 328 u. 329). Eine Ueberfärbung, die übrigens hier nichts schadet, kann leicht durch kürzeres Liegenlassen in der Farbflüssigkeit vermieden werden. Das Schwierigste und Langwierigste ist bei der Methode die Auswässerung der in Pikrinsäure gehärteten Objecte, die, wenn ein gutes Resultat erzielt werden soll, mit der äussersten Sorgfalt bewerkstelligt werden muss.

durch Verdünnung der alten und Auflagerung neuer Schichten (Lamellen). Nach dem Verhalten von Cuticulargebilden in anderen Fällen[1]) möchte ich auch hier das letztere annehmen, zumal die Verringerung der Cuticulardicke am Ende des Vorganges direct darauf hinzudeuten scheint. Die endgültige Entscheidung jedoch muss ich specieller Untersuchung überlassen.

Wie in allen anderen Fällen endet auch hier die Vorwölbung stets mit einer Durchbrechung der Membran, die Pilzzelle, der junge Ascus, ragt frei aus der Oeffnung hervor. Meistens bleibt eine Einschnürung an der Durchbruchsstelle bestehen (Fig. 3, 5, 7 etc.), nur selten gleicht sich dieselbe wie in Fig. 9 durch Beiseitedrängen der Epidermiszellwand aus. Dem Protoplasma der jungen Asci ist noch dasselbe netzförmige Gefüge eigen wie vor der Ausstülpung (Fig. 3), bald jedoch wird es wieder gleichmässig feinkörnig und zeigt dann starke Strömungen, die nach der Spitze des Ascus hin gerichtet sind. Diesen Bewegungen ist es auch wohl zuzuschreiben, dass der über der Epidermis hervorstehende Theil meistens etwas anschwillt (Fig. 4), während gleichzeitig das Protoplasma aus dem in der Epidermiszelle steckenden Stück ein wenig zurücktritt und dann von der ihm folgenden Membran, meist in einigen unregelmässigen Falten, »fussförmig« umhüllt wird (Fig. 4, 5, 8 etc.). Es ist das dieselbe Erscheinung, von der Magnus[2]) sagt: »Während seines (des Ascus) Wachsthums zieht das herausgetretene Ende das untere in der Zelle steckende mit sich in die Höhe, so dass der erwachsene Ascus mit einem kurzen Ende in dem Lumen der befallenen Oberhautzelle steckt, und ist dieses untere Ende durch den Rand der Wunde der durchbrochenen Membran ziemlich stark eingeschnürt.«

Oben habe ich schon bemerkt, dass der Inhalt der befallenen Epidermiszellen nicht ganz schwindet. Dies zeigt sich jetzt auf das deutlichste. Das untere Ende der Pilzzelle ist nämlich von einer granulösen, scheinbar gequollenen Masse umgeben, die vielleicht — doch ist das nur eine Vermuthung — mechanisch bei dem Hervortreten des Ascus mitwirkt. Mit Jod färbt sich diese Substanz nur schwach gelb, während der Inhalt der Asci sich tiefbraun tingirt. Cellulosereaction der dünnen Ascuswandung habe ich im Gegensatz zu Magnus nicht erzielen können. Die Gestalt, welche der Ascus annimmt, ist keine genau bestimmte. Im Allgemeinen kann man sagen, dass sie eine cylindrische, häufig nach oben hin sich etwas keulenförmig verdickende ist. Im Durchmesser variiren die Asci sehr, während sie in der Längsrichtung meist die gleichen Dimensionen zeigen, die vier- bis fünffache Höhe der Epidermiszellen. Genauere Messungen habe ich nicht angestellt.

Der Inhalt der Asci ist zunächst noch immer ein völlig homogen feinkörniger. An Alkoholmaterial lässt sich mittelst der angegebenen Färbungsmethoden leicht der ziemlich grosse, runde Zellkern nachweisen. Wenn die Schläuche ausgewachsen sind, schreiten sie zur Sporenbildung. — An Alkoholmaterial sowohl, wie an in Pikrinsäure gehärtetem habe ich die Details derselben vermittelst künstlicher Färbung auf das Genaueste verfolgen können. Die erhaltenen Resultate sind von allgemeinem Interesse, insofern ich der Sporenausbildung Kerntheilungen vorhergehen sah, wie sie von höheren Pflanzen in solcher Mannigfaltigkeit bekannt sind. Gleichzeitig mit meinen Beobachtungen publicirte Sadebeck am angegebenen Orte Andeutungen von ähnlichen. Am ausführlichsten über Kerntheilungen in pilzlichen Gebilden hat Strasburger[1]) sich ausgesprochen. Den Resultaten seiner Beobachtungen schliessen sich die meinigen im Wesentlichen an. *Ascomyces* ist wegen der Grösse der Zellkerne ein vorzügliches Object.

Der Beginn der Kerntheilung kennzeichnet sich durch das Auftreten von grösseren und kleineren Körnchen im Zellkern (Fig. 12). Diesem Stadium folgt, ohne dass ich den Uebergang genauer verfolgen konnte, das Spindelstadium (Fig. 13). Die Zahl der Spindelfäden ist eine sehr geringe, dagegen sind sie ziemlich dick und an den Enden stark gegen einander convergirend, das ganze Gebilde hat ein tonnenförmiges Aussehen. Im Aequator befinden sich die Elemente der Kernplatte aus ziemlich grossen, den einzelnen Spindelfasern ansitzenden Körpern be-

[1]) Vergl. die Beispiele in Strasburger, Bau und Wachsthum der Zellhäute. Schenk, Untersuchungen über die Bildung von centrifugalen Wandverdickungen. Bonn 1884.

[2]) Verhandl. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg. 1874. S. 105.

[1]) Zur Entwickelungsgeschichte von *Trichia fallax*. Bot. Ztg. 1884. Nr. 20 u. 21.

stehend. Es unterscheidet sich ausser durch seine Kleinheit der Kern in diesem Stadium in nichts von denen, wie sie in Embryosäcken von Phanerogamen vorkommen. Der folgende Zustand zeigt die Elemente der Kernplatte in je zwei getheilt, die allmählich den Polenden der Spindelfasern zuwandern, welch letztere sehr schnell unscheinbar werden. Sehr feine, aber doch deutlich sichtbare, wenn auch wenig gefärbte Verbindungsfasern strecken sich zwischen den sekundären Kernplatten aus (Fig. 14), dabei fast parallel zu einander verlaufend. Die Elemente der Kernplatten nähern sich, bis sie einen einheitlichen Körper bilden, die Verbindungsfäden verschwinden sehr schnell und die Tochterkerne bilden sich unter nicht weiter zu beschreibenden Umlagerungen zu ihrer normalen Gestalt aus, bis abermals eine neue Theilung eingeleitet wird. Der ganze Vorgang wiederholt sich im Ascus noch einmal, so dass am Ende acht Kerne frei dem Plasma eingebettet sind. Vergl. die Figuren 8, 9, 10, 11, in denen das Verhältniss zwischen Kernfiguren etc. und dem Umfange des Ascus zu Ungunsten des letzteren ein zu grosses ist. Dieser ganze Kerntheilungsmodus stimmt ziemlich genau mit den von Strasburger bei *Trichia* beschriebenen Verhältnissen überein, nur dürfte ein geringer Unterschied in der verhältnissmässigen Stärke sowohl der Spindelfasern als der Verbindungsfäden liegen. Auffallend ist die starke Contraction, die die Kerne nach der Theilung erfahren (vergl. Fig. 11 mit 9). Von anderen Kerntheilungen bei höheren Pflanzen unterscheiden sich die Vorgänge auch hier wie bei *Trichia* durch den parallelen Verlauf der Verbindungsfäden und das Fehlen von jeglicher Andeutung einer Zellplatte.

Nach der Theilung vertheilen sich die acht Kerne ziemlich gleichmässig in der mittleren Partie des Ascus (Fig. 7) und bald sieht man um jeden einen zarten Kreis abgegrenzt, der bald deutlicher wird und den Umfang der jungen Sporen darstellt (Fig. 9). Nach kurzem Zeitraum lässt sich eine feine Membran nachweisen, die sich nur wenig verdickt; es hat damit der Sporenbildungsprocess sein Ende erreicht (Fig. 15). Der grösste Theil des Inhaltes des Ascus bleibt dabei unverbraucht und dient als Einbettungsmasse für die Sporen. Er stellt ein grobkörniges, stark lichtbrechendes Gemenge dar, das im Scheitel und im Fuss des Schlauches häufig (Fig. 7) gleichmässig homogen wird und nach Analogie der Errera'schen Untersuchungen wohl für Glycogen zu halten ist.

Die fertigen Asci stellen nun auf dem inficirten Blatttheile einen feinen, weisslichgrauen Reif dar, der nur selten von geringen Stückchen gesunden Gewebes unterbrochen ist. Bei trockener Witterung beginnt alsbald im Schlauchinnern die hefeartige Sprossung der Sporen (Fig. 16). Dabei sind die zuerst abgeschnürten Sprosszellen noch ziemlich gross, länglich abgerundet. Die folgenden werden immer kleiner, bis schliesslich eine bestimmte Grösse erreicht ist. Der Schlauch ist dann dicht mit diesen kleinen Sprosszellen erfüllt, zwischen denen nur hier und da noch die Membranen der Sporen, sowie der primären Sprosszellen zu erkennen sind. Häufig zeigen sich im Inhalt dieser Sprosszellen ein bis zwei glänzende, runde Körperchen, ähnlich wie Brefeld das von Ustilagineen abbildet. In Nährlösungen ausgesät findet, wie in vielen andern Fällen, eine äusserst reichliche Vermehrung der Sprosszellen statt, die dabei eine besondere Kleinheit erreichen (Fig. 17). Auf die Fähigkeit, Alkoholgährung zu erregen, habe ich diese Zellen nicht untersucht.

Bei feuchter Witterung wird der ganze Inhalt der Asci auf ziemlich weite Entfernungen hin ausgeschleudert, doch kann ich Einzelheiten über diesen Vorgang nicht angeben.

In der bisher dargestellten Entwickelungsgeschichte unseres Pilzes fehlt noch der Nachweis der Art und Weise des Eindringens in die Nährpflanze. Auch dieser ist leicht zu erbringen. Sadebeck hat das Eindringen verschiedener *Exoascus*formen auch schon beobachtet, jedoch nirgends weder eine schriftliche, noch bildliche Darstellung dieses Vorganges gegeben. Ich habe die Infectionsversuche mit ganz jungen, abgeschnittenen *Alnus*zweigen angestellt. Kleine Quantitäten von *Ascomyces*-Sprosszellen, die in Nährlösung (Pflaumendecoct) gezogen waren, oder ganze reife Asci wurden auf ganz junge Erlenblätter (solche, die die Knospenlage eben verlassen hatten) übertragen und feucht gehalten. Ueberall dauerte die Sprossung noch eine Weile fort. Bald aber zeigten sich auf Flächenschnitten (der Ober- und Unterseite) die ersten von den Sprosszellen getriebenen Keimschläuche (Fig. 18). Dieselben erreichten zwar keine grosse Länge, übertrafen aber doch immerhin den Längsdurchmesser der

Sprosszellen um das Zwei- und Dreifache. Ihr freies Ende verdickt sich etwas, so dass häufig die so keimenden Zellen den Stärkekörnern von *Euphorbia splendens* etc. gleichen. Die Endanschwellung legt sich der jungen Epidermiszelle dicht an, und bald sieht man im Inneren der letzteren sich eine kleine Masse körnigen Plasmas ansammeln (Fig. 18), die das Eingedrungensein des Parasiten andeutet. Binnen Kurzem umgibt sich der winzige Plasmakörper mit einer allerdings schwer nachzuweisenden Membran und wächst dann allmählich zu dem Stadium heran, von dem wir in unserer Darstellung ausgegangen sind. Ob in den Sprosszellen ein Kern vorhanden ist, habe ich nicht untersucht, ebensowenig wie in den eben eingedrungenen *Ascomyces*zellen.

Die letzte Frage, die die Entwickelungsgeschichte unseres Pilzes noch bietet, ist die nach der Art und Weise der Ueberwinterung derselben. Ich kann dieselbe nicht bestimmt beantworten, indessen liefern die Beobachtungen von Sadebeck vielleicht den Wegweiser. Wie bei den von ihm beschriebenen *Exoascus*formen in den Organen der jungen Knospen kleine Mycelpartien überwinterten, so brauchen wir hier auch nur ein Eindringen der ausgeschleuderten Sporen oder Sprosszellen in dieselben Pflanzentheile anzunehmen, um zu einer klaren und einleuchtenden Vorstellung zu gelangen. Dass der Mechanismus des Ausschleuderns genügt, um Infectionsmaterial an ziemlich entfernte Stellen zu bringen, sehen wir im Verlauf des Sommers, wo an sonst gesunden Zweigen hin und wieder einzelne *Ascomyces*flecken auftreten. Eine Untersuchung der Winterknospen, die ich leider nicht mehr habe vornehmen können, würde hier zu entscheiden haben. An jungen Stengelstücken konnte ich nie eine Spur von *Ascomyces*vegetation auffinden.

Ich glaube, im Vorstehenden nicht nur die Entwickelungsgeschichte eines einzelnen Pilzes (*A. endogenus*) aufgedeckt, sondern auch die Grundlagen geliefert zu haben zu einer Beurtheilung der Eingangs erwähnten Publicationen von Magnus und Sorokin.

Das Wesentliche liegt also in der Sicherstellung einer Pilzgattung, deren wichtige und interessante Beziehungen zu Verwandten jetzt noch kurz besprochen werden mögen. Zuvor jedoch noch einige Worte über die ebenfalls auf der Erle wohnenden *Exoascus*formen.

Bekanntlich ist der alte *Exoascus Alni* de Bary [1]) oder *Ascomyces Tosquinetii* West. von Sadebeck als ein Gemisch hauptsächlich zweier Formen, des *E. alnitorquus* und *flavus* erkannt worden, denen er als dritte erlenbewohnende Species noch den neuen *E. epiphyllus* hinzugefügt hat. Dazu würde noch kommen die von Magnus als *Ascomyces Tosquinetii* beschriebene eventuell selbständige *Ascomyces*form und endlich der von mir im Vorhergehenden dargestellte *A. endogenus*. Alle diese Formen sind theils als Frühlings-, theils als Sommer- und Herbstvarietäten eines und desselben Pilzes früher betrachtet worden. Meine neue Form dürfte zum Theil mit der von Fuckel [2]) als *Exoascus Alni* forma a. bezeichneten übereinstimmen, auch ein Zusammenfallen mit dem Magnus'schen *Ascomyces* ist mir durchaus nicht unwahrscheinlich. Jedenfalls dürfte in dem Wirrwarr von unklaren Bezeichnungen der neue Name als Benennung einer präcis abgegrenzten Art gerechtfertigt sein. — Was nun die drei Sadebeck'schen *Exoascus*formen betrifft, so kann ich deren Aufstellung nach eigenen Untersuchungen vollauf bestätigen. Die mikroskopisch ausgezeichnetste Form ist der *E. flavus*, den ich reichlich untersuchen konnte. Aeusserlich sehr dem *Ascomyces endogenus* gleichend in Grösse und Farbe der befallenen Blattflecken, ist er auf einem Flächenschnitt sofort durch sein reich verzweigtes, subcuticular verlaufendes Mycel zu erkennen. Dasselbe besteht aus lauter kurzen, an den Querwänden jeweilig eingeschnürten Gliedern, die mit dichtkörnigem Inhalt erfüllt sind. Zweierlei fällt an diesem Mycel besonders auf. Erstens der Verlauf der einzelnen Mycelzweige über den Seitenwänden der Epidermiszellen (Fig. 19, es sind hier in den Mycelfaden die profilirten Grenzwände der Oberhautelemente eingezeichnet), durch den ein fast regelmässiges Netz zu Stande kommt, und dann die eigenthümliche Verzweigung, die in manchen Bildern auf das deutlichste an die Verzweigung von Sprosssystemen einer *Saccharomyces*form erinnert (Fig. 21). Bei dieser *Exoascus*form geht bei der Ascusbildung jedes

[1]) Ich habe, beiläufig bemerkt, nie eine andere Form *E. Alni* getauft, als die jetzt *alnitorquus* genannte; die andere war mir damals überhaupt unbekannt. dBy.

[2]) Symbolae mycolog. p. 253.

Mycelglied in einen Ascus auf. Fig. 20 zeigt den Beginn der Ascusbildung an einem Präparate, wie es ziemlich selten gewonnen wird. Einerseits haben sich nämlich die Mycelglieder noch nicht, wie es sonst in diesem Stadium der Fall ist, von einander getrennt und losgelöst, andererseits wird nur selten eine der vielen hin- und hergebogenen Mycelverzweigungen so im Längsschnitt getroffen, dass man ihren Verlauf über zwei bis drei Zellen hinaus verfolgen könnte. Auch bei dieser Form habe ich die Sporenbildung in der gleichen oben beschriebenen Weise verlaufen sehen und bin dabei weit über die von Sadebeck gegebenen Andeutungen [1]) hinausgekommen. Die Infection mit frischem Sporen-, resp. Sprosszellenmaterial habe ich noch wiederholt bei dem *E epiphyllus*, der bei Rostock besonders schön ausgebildet war. Den Erfolg derselben zeigt Fig. 22, wo ebenfalls über den Seitenwänden der jungen Epidermiszellen die jungen *Exoascus*mycelien zwischen Cuticula und Celluloseschichten sich eingenistet haben. Bei *E. epiphyllus* findet, wie es Sadebeck ganz richtig angibt, eine Differenzirung des Mycels in ascusbildende und sterile Glieder statt. *E. alnitorquus* habe ich auch nur in der junge Axenorgane und Blätter bewohnenden Form beobachtet, wie er denn wirklich in ganz Nord- und Mitteldeutschland nicht anders vorzukommen scheint. Bei Partenkirchen im Herbst dieses Jahres gesammelte Exemplare auf weiblichen Fruchtkätzchen stimmen völlig mit den anderen überein. — Sonst habe ich der trefflichen Arbeit von Sadebeck nichts Wesentliches hinzuzufügen.

Inwiefern ist nun durch die bisherigen Angaben für unsere Kenntnisse der verwandtschaftlichen Beziehungen der *Exoasceen* [2]) unter sich etwas gewonnen? Zunächst dürfte es einleuchten, dass unser *Ascomyces* von der mycelbildenden Gattung *Exoascus* [3]) verhältnissmässig weiter entfernt ist als von den in der *Exoascus*gruppe mit untergebrachten Saccharomyceten. Wenn wir bei allen drei Gattungen von der von den Ascosporen gebildeten »Hefe« ausgehen, also sicher von völlig homologen Zellformen, so haben wir bei allen dreien bis zu einem gewissen Zeitpunkte völlig gleiche Lebenserscheinungen, nämlich andauernde sogenannte hefeartige Sprossung. Ob dabei die Glieder sich schnell von einander trennen, wie bei *Exoascus* und *Ascomyces* oder lockere Sprossverbände bilden, wie bei der Bier- und Weinhefe, ist für das Wesen der Erscheinung völlig gleichgültig. Ein Unterschied tritt erst ein, wenn *Exoascus* und *Ascomyces* Gelegenheit geboten wird zu parasitiren, wenn sie auf ihre Nährpflanzen gelangen. *Exoascus* geht dabei zur Bildung eines mehr oder weniger reich gegliederten Myceliums über, *Ascomyces* dringt nur in die Nährzelle ein, bleibt einzellig, zeigt aber ein im Vergleich zu der bisherigen Grösse immenses Wachsthum. *Saccharomyces* besitzt heutzutage keine parasitischen Eigenschaften mehr. Es ist zwar denkbar, dass die letzteren den Gährungspilzen nur durch die langdauernde Kultur entschwunden seien, ja dass vielleicht die »wilde« Form noch draussen irgendwo und irgendwie mit ihren ursprünglichen Anpassungen vorkommt, wie dieser Gedanke, wenn ich nicht irre, schon einmal ausgesprochen ist. Factisch ist aber mit diesen jeder Basis entbehrenden Speculationen nicht geholfen. Unsere heutigen *Saccharomyces*formen sind noch nie parasitisch gefunden worden. Mit dem Uebergang in den parasitischen Zustand beginnt also zunächst die Verschiedenheit zwischen *Saccharomyces* und *Exoascus* nebst *Ascomyces* einerseits, andererseits aber auch zwischen *Exoascus* und *Ascomyces*. Mit dem Eindringen in die Nährzelle geht die *Ascomyces*zelle direct in das Stadium der Ascusbildung über, bei *Exoascus* dagegen geht der letzteren noch die Mycelstufe voran, eine Sprossung (vergl. die früheren Bemerkungen über *Exoascus flavus*), die nichts weiter ist, als eine weitergehende Accommodation an den Wirth, — ja nicht das einmal, sondern mehr oder weniger auf einer Gegenseitigkeit beruhen wird, wobei der Wirth allerdings immer der leidende Theil ist [1]). Erst nach dieser Sprossung innerhalb der Nährpflanze beginnt bei *Exoascus* die Fruchtbildung. Dass die hefeartige Sprossung keine Fruchtform, sondern nur eine eigenthümliche Modification des mycelialen Wachsthums sei, die allerdings der Vermehrung dienen kann, wird trotz Brefeld's gegentheiliger Ansicht wohl

[1]) l. c. Taf. 3, Fig. 20 von *E. turgidus*.

[2]) de Bary, Morphologie u. Biologie der Pilze etc. 1884. S. 291.

[3]) Die Gattung *Taphrina* ist als solche nicht berechtigt.

[1]) Vergl. das analoge Verhältniss bei *Strigula complanata*. Ward, Proceed. of the Royal Society. 1884.

Jedermann zugeben (vergl. damit auch Sadebeck's Beobachtung über die »Gonidienabschnürung« junger Asci in Wasser. Den Vorgang würdigt richtig Büsgen in Bot. Ztg. 1884. Nr. 41. S. 655-656). — Die Stufenfolge bei unseren drei Gattungen ist also kurz diese: *Saccharomyces* ausserhalb einer Nährpflanze sprossend und fructificirend, *Ascomyces* nur ausserhalb der Nährpflanze sprossend, innerhalb derselben ascusbildend und endlich *Exoascus* in und ausser der Nährpflanze sprossend, aber nur in derselben fructificirend. Dass man *Exoascus*formen, wie es Sadebeck gethan hat, auf künstlichem Substrat in allen Formeigenschaften erziehen kann, begründet natürlich keinerlei Abänderung.

Was nun die Ascusbildung selbst anbetrifft, so sind die Verschiedenheiten innerhalb unserer Gattungen nur graduelle. *Exoascus* und *Ascomyces* stimmen völlig überein. Bei *Saccharomyces* stimmt nach den Untersuchungen von Reess die Sporenbildung völlig mit der von anderen Ascomyceten, d. h. also mit *Exoascus*, soweit sie bei letzterem bisher bekannt war. Ob dabei Kerntheilungen vorkommen, ist noch nicht constatirt, weil sich darauf die Aufmerksamkeit nicht speciell gerichtet hat, ist übrigens auch durchaus nicht conditio sine qua non. Im Uebrigen sind diese Verhältnisse so oft beschrieben, dass ich mir hier ein Eingehen darauf ersparen kann. Dass in den *Saccharomyces*zellen Zellkerne vorhanden sind, ist schon seit lange durch Schmitz[1]) und Strasburger[2]) nachgewiesen. Grössenverhältnisse können natürlich keine Unterschiede bedingen, und auch sie werden zum Theil durch Mittelformen ausgeglichen. So vergleiche man nur die Sadebeck'schen[3]) Abbildungen der Asci von *Exoascus Ulmi* mit den Zeichnungen von Reess[4]), um dies bewahrheitet zu finden. *Saccharomyces*, *Ascomyces* und *Exoascus* sind also auf das engste mit einander verbunden, an ihrer Verwandtschaft kann nicht mehr gezweifelt werden. Ja man darf so weit gehen, zu fragen, ob *Ascomyces endogenus* mit mehr Recht ein *Saccharomyces* als ein *Exoascus* zu nennen sei, man würde fast nicht unrichtig handeln, alle drei Gattungen in eine einzige zu vereinigen.

Bei der Aufstellung der *Exoascus*gruppe hat de Bary[1]) die Frage offen gelassen, ob sie zu den Ascomyceten gehöre oder nicht. Er ging dabei von einer vergleichenden Uebersicht der bekannten Entwickelungsvorgänge der höheren Ascomyceten aus. Bei vielen lässt sich die Bildung der Schläuche auf einen Geschlechtsact, fast bei allen, so weit man bis jetzt weiss, auf ein besonderes, ein ascogenes Gewebe zurückführen. Von beiden ist in der *Exoascus*gruppe allerdings nichts vorhanden; aber auch höheren Ascomyceten fehlt beides, ich erinnere nur an *Chaetomium* und *Pleospora*, wo aus beliebigen Zellen des die Fruchtanlage darstellenden Gewebecomplexes die Asci direct hervorsprossen. Unsere Formen sind allerdings sehr einfach gebaut; wir betrachten sie aber auch nicht als Anfänge einer Reihe, sondern als reducirte Abkömmlinge einer solchen, und ich glaube in der verhältnissmässig überaus reichlichen Fruchtbildung hierfür einen Beweis zu sehen, ohne dass ich dabei hier auf die äusserst lehrreichen und werthvollen Auseinandersetzungen de Bary's über reducirte Formen eingehen will. Irgend etwas Wesentliches lässt sich gegen die Ascomycetennatur der *Exoasceen* nicht einwenden, es bleibt indessen eine Aufgabe fernerer Forschungen, diese Pilze mit der Hauptreihe durch Mittelformen fest und sicher zu verbinden.

Ich bin bei der vorstehenden Ausführung absichtlich nicht auf die Brefeld'sche[2]) Anschauung eingegangen, weil dieselbe durch de Bary[3]) und Reess[4]) ebenso gründliche wie endgültige Abweisung erfahren hat. Eine Uebersicht über die Ausführungen dieser beiden Forscher habe ich im Biologischen Centralblatt[5]) gegeben. Eine Wiederholung an dieser Stelle müsste als völlig überflüssig erscheinen.

Zum Schluss möge folgende Zusammenstellung gestattet sein:

Exoasceen de Bary.

a. *Saccharomyces*. Nicht parasitisch lebend.

b. *Ascomyces*. Ausserhalb der Nährpflanze

---

[1]) Sitzungsberichte der niederrh. Ges. f. Natur- und Heilkunde in Bonn. 1879. 4. August. S. 18.

[2]) Bau und Wachsthum der Zellhäute. S. 245.

[3]) l. c. Tafel 2, Fig. 14 und 15.

[4]) Untersuchungen über Alkoholgährungspilze. 1870. Tafel 1 und 2.

[1]) l. c. S. 291.

[2]) Hefenpilze 1883. [3]) l. c.

[4]) Sitzungsberichte der phys.-med. Soc. Erlangen. 1884. Bot. Ztg. 1884. Nr. 41.

[5]) Biologisches Centralblatt. IV. 1884. Nr. 16.

sprossend, in der Nährpflanze nur Asci bildend.

1) *Asc. endogenus*. Auf *Alnus glutinosa*.

2) *Asc. Tosquinetii* West. (?) ex parte nach Magnus. Auf *Alnus glutinosa*.

3) *Asc. polyporus* Sorokin. Auf *Acer tataricum*.

c. *Exoascus*. Ausserhalb der Nährpflanze sprossend, in derselben Mycel bildend und Asci erzeugend.

Figurenerklärung.

Z. bedeutet Zeiss, Oc. = Ocular, Ob. = Objectiv, S. u. Kr. = Seibert u. Krafft, Imm. = Oel-Immersion.

Ascomyces endogenus.

Fig. 1. Querschnitt durch einen jungen Pilzflecken. Z. Oc. 2. Ob. D.

Fig. 2. Aelteres Stadium. Mit Safranin gefärbt. Z. Oc. 2. Ob. D.

Fig. 3. Anfang der Ascusbildung. Z. Oc. 2. Ob. D.

Fig. 4. Junge Asci. Ohne Inhalt gezeichnet. Z. Oc. 2. Ob. D.

Fig. 5. Ascus mit fertigen Sporen. Z. Oc. 2. Ob. D.

Fig. 6. Flächenschnitt durch die Epidermis eines Pilzfleckens. Z. Oc. 2. Ob. D.

Fig. 7. Ascus nach der Kerntheilung. Gefärbt. Z. Oc. 2. Ob. F.

Fig. 8—11. Kerntheilungsstadien. Asci mit Z. Oc. 2. Ob. F. gezeichnet. Die Kerne und Kernfiguren mit S. und Kr. Imm. Die Asci theilweise ohne Inhalt skizzirt.

Fig. 12. Zellkerne bei Beginn der Theilung. S. und Kr. Imm., mit Safranin gefärbt.

Fig. 13. Spindelstadium. S. und Kr. Imm., mit Safranin gefärbt.

Fig. 14. Bildung der sekundären Kerne. S. und Kr. Imm., mit Safranin gefärbt.

Fig. 15. Fertige Sporen mit Safranin gefärbt. Z. Oc. 2. Ob. F.

Fig. 16. Sporen mit Sprosszellen. Z. Oc. 2. Ob. F.

Fig. 17. Sprosszellen in Pflaumendecoct. Z. Oc. 2. Ob. F.

Fig. 18. Eindringen der Sprosszellenkeimschläuche. Z. Oc. 2. Ob. F.

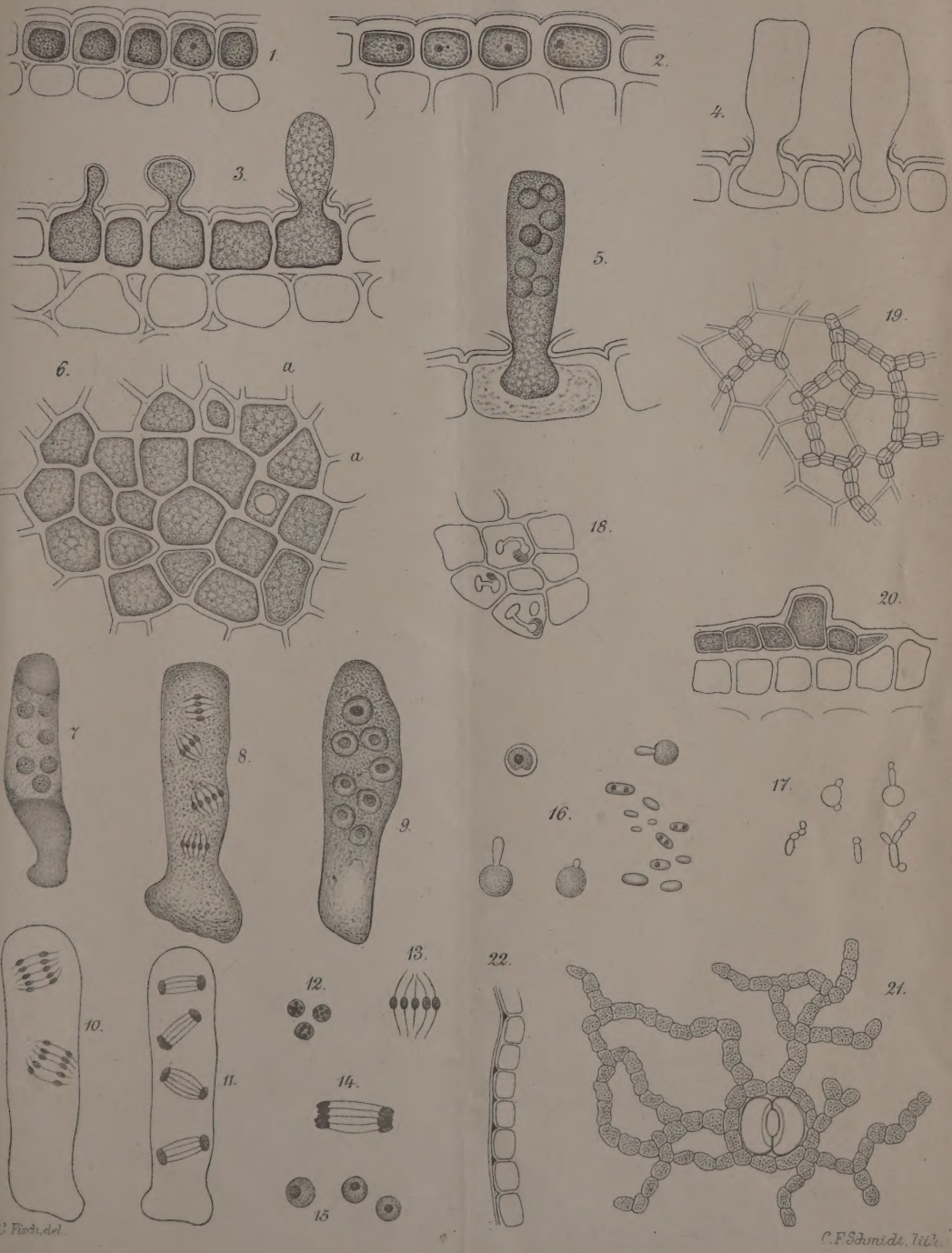
Fig. 19. Mycel von *Exoascus flavus* im Flächenschnitt. Z. Oc. 2. Ob. D.

Fig. 20. Mycel von *E. flavus* im Querschnitt. Z. Oc. 2. Ob. D.

Fig. 21. Mycel von *E. flavus* im Flächenschnitt. Z. Oc. 2. Ob. D.

Fig. 22. Querschnitt durch ein mit *E. epiphyllus* inficirtes *Alnus*blatt. Unter der Cuticula die jungen Pilzzellen. Z. Oc. 2. Ob. F.

Separat-Abdruck aus der Botanischen Zeitung 1885. No. 3 u. 4. — Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
a
a
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
C. Fisch. del.
C. F. Schmidt, lith.